

- THORPE, R. S. (1976): Biometric analysis of geographic variation and racial affinities. *Biol. Rev.* 51, 407–452.
- THORPE, R. S.; CORTI, M.; CAPANNA, E. (1982): Morphometric divergence of Robertsonian population-species of *Mus*: a multivariate analysis of size and shape. *Experientia* 38, 920–923.
- VIDELA, G.; KAJON, A. E.; CARBALLAL, G.; MERANI, M. S.; WEISSENBACHER, M. C. (1985): Sensibilidad de *Calomys callidus* lactante a la infeccion con la cepa XJ-Clon 3 de virus Junin. IX Reun. Cient. Soc. Arg. Virologia, Abs., 12.
- VILLAFANE, G. DE (1981): Reproduccion y crecimiento de *Calomys musculinus murillus* (Thomas, 1916). *Hist. Nat.* 1, 237–256.
- VITULLO, A. D.; HODARA, V. L.; MERANI, M. S. (1983): Comparacion de patrones de bandeo en especies de genero *Calomys* (Rodentia, Cricetidae). IX Con. Latinoamericano Zool., Arequipa, Perú, Abs., 13.
- VITULLO, A. D.; KAJON, A. E.; PERCICH, R.; ZULETA, G.; MERANI, M. S. (1984): Caracterizacion citogenetica de tres especies de roedores (Rodentia, Cricetidae) de la Republica Argentina. *Rev. Zool. Mus. Arg. Cs. Nat.* 13, 491–498.
- VITULLO, A. D.; HODARA, V. L.; MERANI, M. S.; WEISSENBACHER, M. C. (1985): Efecto de la infeccion persistente con virus Junin sobre la fertilidad de *Calomys musculinus*. IX Reun. Cient. Soc. Arg. Virologia.
- WEISSENBACHER, M. C.; DAMONTE, E. B. (1983): Fiebre hemorragica argentina. *Adel. Microbiol. Enf. Infec.* 2, 119–171.

Authors' addresses: MARCO CORTI, Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo, Università di Roma "La Sapienza", via A. Borelli 50, I-00161 Roma, Italy; MARIA SUSANA MERANI and GLORIA DE VILLAFANE, Catedra de Microbiologia, Parasitologia, Virologia y Inmunologia, Piso 11, Facultad de Medicina, Universidad de Buenos Aires. Paraguay 2155, Capital Federal, Argentina

Zur innerartlichen Proteinvariation bei der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*)

VON H. GEMMEKE, MARGOT RADTKE und J. NIETHAMMER¹

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 26. 11. 1986

Abstract

On the intraspecific variation of some proteins in the wood mouse (Apodemus sylvaticus)

Compared the alleles of the three polymorphic protein loci for transferrine, postalbumine, and glucose-6-phosphate dehydrogenase in more than 200 wood mice from different populations distributed from Sweden to Northwest Africa. Most of these alleles varied irregularly without any clear geographic pattern. An exception are the transferrines a and c. Allele c occurs in specimens of eastern Austria, northern Yugoslavia, Italy and Sardinia while allele a is found in individuals of Austria and the rest of the populations not yet mentioned.

The allelic patterns add arguments for the possible source of some isolated populations. For example the wood mice from Tunisia probably derived from Southwest Europe, not from Italy or the Eastern Mediterranean.

¹ Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Einleitung

Elektrophoretisch nachweisbare Proteinunterschiede entsprechen in der Gattung *Apodemus* recht gut den vermuteten phylogenetischen Abständen (GEMMEKE 1980). Auch wo morphologische Unterschiede dazu nicht ausreichen, können ähnliche Arten wie *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* aufgrund bestimmter, elektrophoretisch trennbarer Proteine sicher bestimmt werden (GEMMEKE und NIETHAMMER 1981). Vor allem bei *Apodemus sylvaticus* variieren einige der erfaßten Proteine auch innerartlich erheblich (GEMMEKE 1980, 1981). Bisher wurden mit Methoden der numerischen Taxonomie Gesamtabstände zwischen den Populationen berechnet. Dabei bleibt jedoch ungeklärt, wie weit die Allele für einzelne Loci geographisch variieren. Auf diese Frage ist bei der Waldmaus nur NIETHAMMER (1982) kurz eingegangen. In der vorliegenden Arbeit soll sie ausführlicher behandelt werden. Dazu haben wir die drei innerhalb von *Apodemus sylvaticus* bei GEMMEKE (1980) am stärksten variierenden Loci ausgewählt und behandeln die Verbreitung ihrer Allele. Von einer Betrachtung der Verbreitung einzelner Allele erhoffen wir unter anderem Hinweise auf die Herkunft isolierter Populationen und haben aus diesem Grunde Waldmäuse aus Schweden, von Mallorca und aus Nordafrika einbezogen.

Material und Methode

Über 220 Waldmäuse, deren Herkunft aus der Tabelle hervorgeht, wurden lebend nach Bonn gebracht und dort für gelelektrophoretische Vergleiche der Loci für Transferrin (Tf), Postalbumin (Pa) und Hexose-6-Phosphatdehydrogenase (Hexose-6-PD) verwendet. Einzelheiten finden sich bei GEMMEKE (1980). Die Bezeichnungen der Allele sind beibehalten. Die gesperrt gesetzten Populationen sind bisher bezüglich der variablen Loci nicht publiziert, die übrigen teilweise oder ganz bei GEMMEKE (1980, 1981) veröffentlicht.

Ergebnisse

Die Tabelle gibt die Häufigkeiten der Allele der drei Proteine bei 221–228 Waldmäusen an, die von 21 Orten oder Gebieten stammen. Manchmal wurden weiter entfernte Fundstellen zusammengefaßt, so mehrere Orte östlich der Rhone und aus den Cevennen unter Südfrankreich.

Die meisten Allele streuen über das ganze Untersuchungsgebiet, ohne daß sich geographische Beziehungen erkennen lassen. So fehlt die sonst meist vorherrschende Variante b von Postalbumin nur in Portugal und Tunesien, wo sie bei mehr Material aber vielleicht noch zu finden ist. Die seltenere Variante a wurde in einem geschlossenen Block von Wangerooge bis Südfrankreich gefunden, einmal aber auch außerdem auf Mallorca. Allel c fehlt nur im Norden und sonst dort, wo wenig Material vorliegt.

Bei Hexose-6-PD herrscht Allel a in Italien und am Neusiedlersee vor, seltener aber auch an einigen anderen, weit voneinander entfernten Orten (Tunesien bis Bad Driburg). Allel b kommt fast überall vor, c fehlt in Sardinien, auf Mallorca und in Süditalien. Eine gewisse Regelmäßigkeit lassen die Transferrine a und c erkennen (s. Abb.). Nebeneinander kommen sie bisher nur am Neusiedlersee vor, sonst vikariieren sie: c wurde von Rovinj, Krk, dem Monte Gargano und Sardinien nachgewiesen, a von sämtlichen übrigen Orten. Dagegen ist die Variante b mit meist geringerer Häufigkeit regellos verteilt. Die bisherige Verteilung läßt vermuten, daß das Allel a in Nordafrika und im ganzen westlichen Europa von Portugal und Südfrankreich bis Schweden vorkommt, Allel c hingegen im mittleren und östlichen Südeuropa von Sardinien bis mindestens Jugoslawien. Da bei dieser Verteilung klimatische Ursachen als Selektionsgründe unwahrscheinlich sind, bleibt nur die

Tabelle

Variabilität von Transferrin (Tf), Postalbumin (Pa) und Hexose-6-Phosphat-Dehydrogenase (Hexose-6-PD) in verschiedenen Populationen von *Apodemus sylvaticus*

Population	n	Transferrin				Postalbumin					Hexose-6-PD			
		a	b	c	d	a	b	c	d	e	a	b	c	d
Schweden	5	100	–	–	–	–	100	–	–	–	–	40	60	–
Mellum	31	100	–	–	–	–	100	–	–	–	–	35	65	–
Wangerooge	2	100	–	–	–	25	75	–	–	–	–	–	75	25
Bad Driburg	26	100	–	–	–	4	81	–	13	2	31	42	19	8
Hennef	30–32	98	2	–	–	3	67	23	7	–	10	64	22	4
Bonn (linksrheinisch)	23–24	83	17	–	–	9	65	11	7	9	12	44	44	–
Chamonix/Schweiz	3	100	–	–	–	16	34	50	–	–	–	67	33	–
Südfrankreich	9	100	–	–	–	50	22	17	6	6	–	44	56	–
Spanien	4	13	87	–	–	–	100	–	–	–	38	25	38	–
Portugal	6	92	8	–	–	–	–	58	42	–	–	100	–	–
Tunesien	3	100	–	–	–	–	–	33	67	–	17	33	50	–
Mallorca	16–19	98	2	–	–	3	22	63	12	–	14	86	–	–
Berchtesgaden	1	100	–	–	–	–	50	50	–	–	–	100	–	–
ČSSR	1	100	–	–	–	–	100	–	–	–	–	–	100	–
Bayerischer Wald	4	100	–	–	–	–	25	75	–	–	–	–	75	25
Melk an der Donau	3	100	–	–	–	–	66	17	17	–	–	–	100	–
Neusiedlersee	16	12	12	56	20	–	90	10	–	–	62	31	7	–
Rovinj/Jugoslawien	4	–	75	25	–	–	100	–	–	–	–	–	87	13
Krk/Jugoslawien	1	–	50	50	–	–	100	–	–	–	–	–	100	–
Monte Gargano/Italien	12	–	–	100	–	–	87	13	–	–	92	8	–	–
Sardinien	10	–	–	100	–	–	100	–	–	–	20	80	–	–

Die Allele sind wie bei GEMMEKE (1980, 1981) bezeichnet. Die Häufigkeiten sind in % angegeben, wobei die Summe wegen unterschiedlicher Abrundung nicht immer genau 100 ist. n gibt die Zahl der untersuchten Individuen an. Variable Anzahlen finden sich dann, wenn für die verschiedenen Loci nicht alle Tiere eindeutige Banden zeigten. (n total: 221–228).

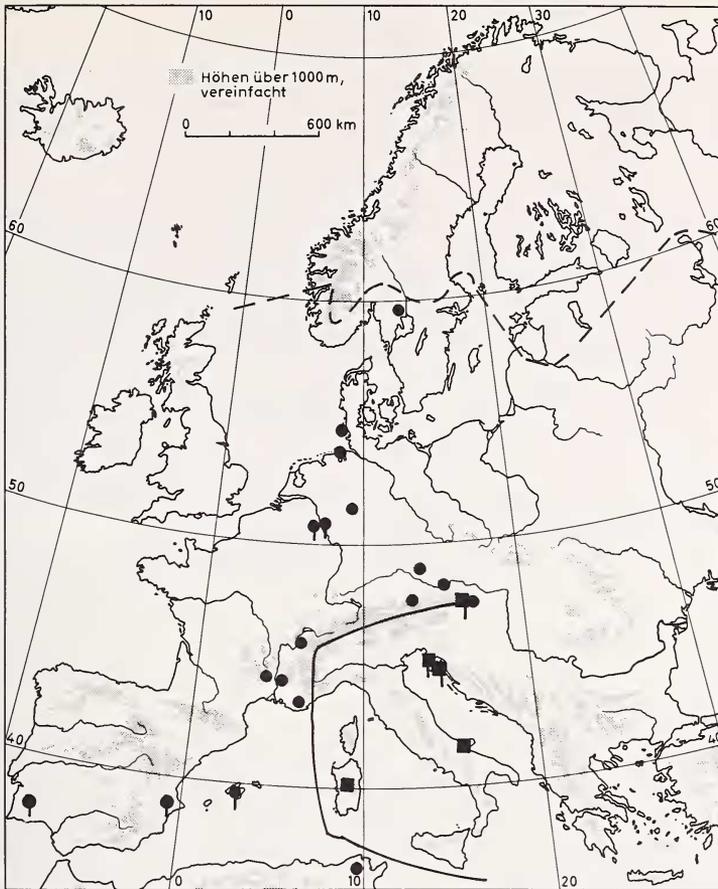
Annahme, daß die beiden Allele eine historisch bedingte Primärgliederung der Waldmaus widerspiegeln.

Unter den aufgeführten Populationen finden sich einige von Inseln: Mellum, Wangerooge, Krk, Mallorca und Sardinien und zwei aus isolierten Randgebieten: Schweden und Tunesien. Diese Populationen eignen sich zur Prüfung der Frage, wie weit ihre Allele Hinweise auf die Herkunft der Population geben können und wie weit ihre genetische Variabilität eingeschränkt und ihre genetische Struktur verändert ist.

Ein erster Vergleich zeigt: Alle Allele von Inselpopulationen kommen auch auf dem benachbarten Festland vor: die von Mellum und Wangerooge bei Bad Driburg, die von Krk bei Rovinj, die von Mallorca in Südfrankreich und Spanien und die von Sardinien am Monte Gargano in Italien. Diese Übereinstimmungen stehen in Einklang mit der fast trivialen Hypothese, wonach die Inselpopulationen jeweils von denen des benachbarten Festlandes abstammen. Nicht ganz trivial ist die Übereinstimmung von Sardinien mit dem Monte Gargano, nicht aber mit Südfrankreich, Mallorca oder Tunesien.

Auf den Inseln kommen entweder ebenso viele Allele vor wie auf dem benachbarten Festland oder weniger. Nur für Mellum ist eine Beschränkung der genetischen Variabilität im Vergleich zum Festland gesichert. Von Amrum und Krk liegen für diese Fragestellung zu wenige Tiere vor. Auf Sardinien (GEMMEKE 1980) und Mallorca erscheint die genetische Variabilität nicht eingeschränkt. Von Sardinien sind zwar wenige Allele bei den drei betrachteten Proteinen gefunden worden, doch entspricht das den Verhältnissen am Monte Gargano.

Die in Schweden gefundenen Allele stimmen nahezu perfekt mit denen von Mellum



Verteilung der Transferrin-Allele bei *Apodemus sylvaticus* in Europa und Nordafrika. Kreise = Allel a, Quadrate = Allel b, Striche = Allel c. Allel d (nicht eingetragen) nur am Neusiedlersee. Die Grenze zwischen den vikariierenden Allelen a und b ist als durchgezogene, die nördliche Grenze des Artareals als gestrichelte Linie eingetragen

überein und sind auch sonst überall in Mittel- und Westeuropa verbreitet. Dies spricht eher für eine Herkunft der südsandinavischen Waldmäuse aus Norddeutschland (SIVONEN 1982). Solange die Proteinzusammensetzung von Waldmäusen aus Nordosteuropa nicht bekannt ist, kann allerdings der zweite mögliche Weg – der Landweg von Osten her um den Bottnischen Meerbusen in einer nacheiszeitlichen Wärmephase – nicht ausgeschlossen werden. Die Allele der Waldmäuse Tunesiens finden sich auch in Südwesteuropa, etwa in Spanien und Portugal oder Spanien und Südfrankreich. Gleichzeitig unterscheiden sie sich von denen sardischer und süditalienischer Waldmäuse. Zwar sind im östlichen Mittelmeergebiet, das auch als Ursprungsland der in den Atlasländern isolierten Populationen in einer feuchteren Phase in der Vergangenheit in Frage kommt, bisher keine Populationen untersucht. Doch läßt die bisher bekannte Transferrinverteilung in Europa dort Abweichungen vermuten wie auch die Tatsache, daß bei Waldmäusen in Nepal ein eigenes, in Europa nicht festgestelltes Transferrinallel gefunden wurde.

Diskussion

Die meisten der hier untersuchten Allele scheinen über das ganze Gebiet hinweg aufzutreten. Häufigere Allele wurden an mehr Orten gefunden als seltenere. Dies spricht dafür, daß die selteneren Varianten bei mehr Material wahrscheinlich auch an den meisten Orten entdeckt würden und daß die beobachteten Frequenzunterschiede eher zufällig sind. Der Zufall kann zwei Quellen haben: einmal den Zufall bei der Auswahl der Stichprobe, der mit Signifikanzberechnungen abgeschätzt werden kann. Dann der Zufall, der tatsächliche Unterschiede zwischen Kleinpopulationen bewirkt. Zwar ist *Apodemus sylvaticus* eine häufige, verbreitete und euryöke Art mit ziemlich großem Aktionsradius der Individuen. Trotzdem wechseln auch bei ihr regelmäßig bewohnte Gebiete mit spärlich oder gar nicht besiedelten kleinen Räumen, in denen die Populationen zwischen verschiedenen Jahren erheblich schwanken können. Da bei Signifikanzberechnungen der Unterschiede zwischen Populationen wegen des noch geringen Materialumfangs meist höchstens schwache Sicherung zu erreichen ist, kann der Einfluß beider Quellen auf Unterschiede schlecht gegeneinander abgeschätzt werden. Da geographische Beziehungen deutlich nur beim Transferrin und klimaparallele Beziehungen gar nicht erkennbar sind, spricht die geographische Verteilung der Allele eher für selektive Neutralität.

In der Tabelle fehlen die Allele von drei Waldmäusen aus Nepal, weil bei ihnen die Zugehörigkeit zu *A. sylvaticus* zweifelhaft war (GEMMEKE und NIETHAMMER 1982). Sie besitzen alle einheitlich ein eigenes, in Europa nicht nachgewiesenes Transferrin, außerdem Postalbumin b und Hexose-6-PD c, in Europa häufige Allele. Sollten sie zu *A. sylvaticus* gehören, würde das ebenfalls einen geographischen Bezug bei den Transferrinen, nicht aber bei den anderen beiden Allelen bedeuten.

Die Waldmaus ist im letzten Glazial aus Mittel- und Nordeuropa verschwunden, dürfte aber in Südeuropa überdauert haben. Von hier aus hat sie in der Nacheiszeit die nördlicheren Gebiete neu besiedelt. Die Verteilung der vikariierenden Transferrine a und c spricht dafür, daß Mitteleuropa und Schweden von Südwesteuropa aus, nicht aber von Italien oder Osteuropa, neu besetzt wurden. Am Neusiedlersee lebt wahrscheinlich eine Mischpopulation beider Herkünfte.

Zu erwarten wäre, daß mit der Wiederbesiedlung die genetische Variabilität nach Norden abgenommen hat. Dem könnte die geringe Allelenzahl in Schweden entsprechen. Aber bereits in Deutschland ist die Allelenzahl mindestens so groß wie in den mutmaßlichen glazialen Refugien (Iberische Halbinsel, Süditalien).

Die gute Übereinstimmung zwischen tunesischen und südwesteuropäischen Waldmäusen bildet ein weiteres Beispiel für einen Austausch terrestrischer und nicht flugfähiger Säugetiere im westlichen Mittelmeergebiet trotz der Tatsache, daß hier im Pleistozän wahrscheinlich keine Festlandverbindung bestanden hat. Weitere Beispiele wären die westmediterrane Heckenmaus (*Mus spretus*) und die auf Westeuropa und die Atlasländer beschränkte Hausspitzmaus (*Crocidura russula*).

Zusammenfassung

Die polymorphen Loci für die Proteine Transferrin, Postalbumin und Glukose-6-Phosphatdehydrogenase wurden bei *Apodemus sylvaticus* von Schweden bis Nordafrika untersucht. Die Mehrzahl der Allele variiert geographisch regellos. Eine Ausnahme bilden die Transferrine a und c, die sich weitgehend ausschließen (Abb.).

Die wahrscheinliche Herkunft von Insel- und Randpopulationen kann vielfach eingengt werden. So dürften die Waldmäuse aus Nordwestafrika aus Südwesteuropa stammen, nicht aber aus Italien oder Osteuropa.

Danksagung

Für die Beschaffung von Waldmäusen danken wir den Herren Dr. M. KABIR NAUROZ (Tiere von Mellum), Prof. Dr. R. SCHRÖPFER, Osnabrück (Tiere aus Tunesien) und Dr. J. A. ALCOVER, Barcelona (Tiere von Mallorca).

Literatur

- GEMMEKE, H. (1980): Proteinvariation und Taxonomie in der Gattung *Apodemus* (Mammalia, Rodentia). Z. Säugetierkunde 45, 348–365.
 GEMMEKE, H. (1981): Genetische Unterschiede zwischen rechts- und linksrheinischen Waldmäusen (*Apodemus sylvaticus*). Bonn. zool. Beitr. 32, 265–269.
 GEMMEKE, H.; NIETHAMMER, J. (1981): Die Waldmäuse *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* vom Monte Gargano (Süditalien). Z. Säugetierkunde 46, 162–168.
 GEMMEKE, H.; NIETHAMMER, J. (1982): Zur Charakterisierung der Waldmäuse (*Apodemus*) Nepals. Z. Säugetierkunde 47, 33–38.
 NIETHAMMER, J. (1982): Zur Arealgeschichte europäischer Nagetiere. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1982, 145–157.
 SIIVONEN, L. (1982): The history of the Fennoscandian mammal fauna. Acta Zool. Fennica 169, 7–10.

Anschriften der Verfasser: Dr. HUBERT GEMMEKE, Institut für Nematologie und Wirbeltierkunde, Toppheideweg 88, D-4400 Münster; Dipl.-Biol. MARGOT RADTKE und Prof. Dr. JOCHEN NIETHAMMER, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Biochemical comparisons in Yugoslavian rodents of the families Arvicolidae and Muridae

By AYESHA GILL, B. PETROV, S. ŽIVKOVIĆ and DESANKA RIMSA

Department of Biology, University of Nevada, Reno, Institute for Biological Research "Simiša Stanković", Beograd

Receipt of Ms. 27.7.1986

Abstract

Twenty eight proteins from six species of Arvicolidae and three species of Muridae were examined electrophoretically. Animals of the species *Microtus arvalis*, *M. epiroticus*, *Clethrionomys glareolus*, *Pitymys subterraneus*, *P. felteni*, *Dinaromys bogdanovi*, *Apodemus flavicollis*, *A. sylvaticus* and *A. agrarius* were collected in various regions of Yugoslavia. The NEI genetic distances approximately correspond to previous conceptions of the relationship of the species. The distance between *Microtus* and *Pitymys* species is negligible, *Microtus* to *Clethrionomys* is 0.60, and the average distance from *Dinaromys* to the remaining arvicolids is 1.21. Thereby the special position of *Dinaromys* within the voles is again accentuated. *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* are not distinguishable in Yugoslavia with the loci examined. Their distance to *Apodemus agrarius*, on the other hand, is great.

Introduction

General agreement has not been reached on the classification of some of the species dealt with in this study, and differing classifications have been proposed (HINTON 1926; GROMOV and POLYAKOV 1977; CORBET 1978; CHALINE and MEIN 1979; HONACKI et al. 1982). CORBET (1978: 94) notes that: "Only a very comprehensive revision using all the